

На правах рукописи

ЗАМАЛЕТДИНОВ РЕНАТ ИРЕКОВИЧ

**ЭКОЛОГИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ В УСЛОВИЯХ БОЛЬШОГО ГОРОДА
(НА ПРИМЕРЕ г. КАЗАНИ)**

03. 00. 16 – ЭКОЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2003

**Работа выполнена в Лаборатории биомониторинга Института экологии
природных систем Академии наук Республики Татарстан**

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент Валериан Иванович Гаранин

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Владимир Леонидович Вершинин

кандидат биологических наук Юрий Александрович Горшков

Ведущая организация: Институт экологии Волжского бассейна РАН (г. Толь-
ятти)

Защита состоится « 4 » ноября 2003 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 212.081.19 при Казанском государственном университете (420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18, в ауд. 204 к. э/ф).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского государственного университета

Автореферат разослан «___» октября 2003 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор химических наук, профессор

Г. А. Евтюгин

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. По типу воздействия на биологические системы антропогенный фактор не отличается от естественных, но по интенсивности и сочетанию различных видов деятельности человека является уникальным. По объему и глубине преобразований хозяйственная деятельность человека сопоставима с геологическими процессами (Вернадский, 1978). Современные города – яркий пример формирования новой среды обитания человека, растений и животных. Городское народонаселения планеты постоянно растет. В этой связи особо остро встает вопрос сохранения биологического разнообразия на урбанизированных территориях как критерия устойчивости городских экосистем.

Наряду с вопросом сохранения биологического разнообразия большое внимание в настоящее время уделяется изучению изменения биотического компонента городской среды. Происходящие в живых организмах процессы представляют собой естественную реакцию сообществ на антропогенную трансформацию естественных экосистем, которую можно рассматривать как микроэволюционные преобразования.

Не менее острой проблемой в настоящее время является интегральная оценка ущерба, наносимого биосфере хозяйственной деятельностью человечества. Биотическая составляющая городских экосистем в этом плане является уникальным индикатором всего многообразия антропогенного воздействия. Это особенно важно в свете перспективы развития жизни на земле в целом.

Среди гетеротрофных организмов одними из наиболее перспективных объектов для решения вышеперечисленных вопросов являются низшие наземные позвоночные – земноводные. Использование этой группы позвоночных как биоиндикаторов удобно в силу их высокой численности, обусловленной высокой экологической пластичностью этих животных в сочетании с чувствительностью к проявлению различного рода хозяйственной деятельности человека. В Республике Татарстан широкомасштабное изучение животного компонента городских территорий проводилось только на примере птиц (Водолажская, Рахимов, 1989; Рахимов, 2001). В настоящее время работ, посвященных различным аспектам экологии земноводных, обитающих в крупных городах, относительно немного. В Поволжье подобного рода исследования проводятся только в Нижнем Новгороде. Крупных обобщающих герпетологических работ по городам РТ до насто-

ящего времени не было, что подчеркивает актуальность проведенного исследования.

Цели и задачи. Целью данной работы является исследование специфики реакции земноводных на видовом и популяционном уровнях при разнохарактерном антропогенном воздействии. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. На основе всех доступных и собственных данных составить фаунистическую сводку земноводных г. Казани и прилежащих окрестностей.
2. Выявить особенности фенологии амфибий в условиях города по сравнению с естественными местообитаниями.
3. Выявить специфику типового разнообразия и частоты проявления морфологических аномалий у ряда видов бесхвостых амфибий при различном характере антропогенного воздействия.
4. На примере зеленых лягушек установить специфику сезонной динамики численности и структуры популяций в условиях разного характера антропогенного воздействия.

Научная новизна. Впервые для г. Казани и РТ методом проточной ДНК-цитометрии подтверждено обитание съедобной лягушки *Rana kl. esculenta*. Впервые создана фаунистическая сводка амфибий г. Казани и прилежащих окрестностей, охватывающая более 200-летнюю историю изменения видового состава при антропогенном воздействии. Впервые на примере зеленых лягушек группы *Rana esculenta* показана специфика структуры популяций в условиях разнохарактерного антропогенного воздействия.

Практическая значимость. Полученные в ходе работы данные вошли в «Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги» (Галеева и др., 2002). Данные по распространению амфибий были использованы при подготовке экологических паспортов ряда городских водоемов. Сведения по редким видам могут быть использованы при подготовке второго издания Красной книги РТ. Материалы исследования были использованы при подготовке методических пособий (Замалетдинов и др., 2001; Павлов, Замалетдинов, 2002). Результаты исследования особенностей популяционной структуры зеленых лягушек могут быть взяты за основу биологической индикации состояния окружающей среды на урбанизированных территориях.

Апробация работы и публикации. Основные положения диссертационной работы были изложены на семинарах лаборатории биомониторинга ИнЭПС АН РТ, VIII-XIV Чтениях памяти проф. В. А. Попова (Казань, 1997-2003), III-V Республиканских конференциях «Актуальные экологические проблемы РТ» (Казань, 1997; 2000; 2002), второй и третьей конференциях герпетологов Поволжья (Тольятти, 1999; 2003), третьем и шестом Всероссийских популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 2000; Нижний Тагил, 2002), Международной конференции «Экологические и гидрометеорологические проблемы больших городов и промышленных зон» (Санкт-Петербург, 2000), первом съезде герпетологического общества им. А. М. Никольского (Пушино, 2000), Всероссийской научно-практической конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий» (Казань, 2002), Всероссийской научно-производственной конференции по актуальным проблемам ветеринарии и зоотехнии (Казань, 2002), рабочем совещании «Амфибии Волжского бассейна» (Нижний Новгород, 2002).

По теме диссертации опубликовано 20 работ и 2 находятся в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и приложений. Список цитируемой литературы включает в себя 306 источника, 40 из которых на иностранных языках. Общий объем работы 167 страниц, включая 11 рисунков и 9 таблиц.

Все основные результаты и выводы на их основе получены лично автором.

Данная диссертационная работа была выполнена при поддержке грантов проекта РОЛЛ Института Устойчивых Сообществ и Агентства по Международному сотрудничеству США и проекта ФЦП «Интеграция» (Э-0121). Автор выражает искреннюю благодарность всем, кто оказал помощь на разных этапах и в первую очередь своим родным и близким за понимание и всестороннюю поддержку.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приводятся данные по физико-географической характеристике г. Казани и прилежащих окрестностей (по Бусыгину, 1990; Бутакову и др., 1993; 1995; Верещагину, 1990; Дедкову и Бутакову, 1990; Колобову и др., 1990; Маркову, 1948; Переведенцеву и др., 2000; Салиховой, 1980 и др.). Отдельно рассматриваются рельеф, водоемы, климат и растительность изучаемой территории.

Глава 2. ОБЩЕЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ АМФИБИЙ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

В главе приведены данные литературного обзора работ, посвященных изучению амфибий, обитающих в условиях урбанизированных территорий и промышленного загрязнения среды. На основании данных литературного обзора, делается вывод о недостаточной изученности ряда вопросов, касающихся специфики структуры популяций амфибий в условиях урбанизированных территорий.

Глава 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

3.1. Характеристика материала и методика полевых исследований. Материал для данной работы был собран в течение полевых сезонов 1996-2002 гг. в черте г. Казани и сопредельных территорий. Ретроспективный анализ фауны основан на литературных данных, личных сообщений специалистов-зоологов, данным Зоологического музея КГУ, КГАВМ, КГПУ и НМ РТ. Частично материалы по распространению земноводных с соответствующей проверкой достоверности определения были предоставлены участниками конкурса «Зилант 2001».

Все использованные в работе методики исследований (за исключением определения видовой принадлежности головастика и взрослых зеленых лягушек методом проточной ДНК-цитометрии) не предусматривают умерщвления животных. Выбор данных методик продиктован соображениями сохранения жизни изучаемым животным.

В общей сложности было обследовано 1247 особей 11 видов земноводных. Большая часть материала приходится на основной объект наших исследований – гибридогенный комплекс *Rana esculenta* (n=1029). Все отловленные лягушки метились по общепринятой методике.

Определение видового состава земноводных проводилось на живом материале по морфологическим признакам при помощи определителей (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999). Некоторые данные об обитании съедобной лягушки *Rana kl. esculenta* были подтверждены методом проточной ДНК-цитометрии в Институте цитологии РАН (Санкт-Петербург) Ю. М. Розановым. Видовая принадлежность личинок земноводных проводилась путем фиксации в 4 % растворе формалина непосредственно перед определением с последующим рассмотрением под биноклем.

Сезонную динамику численности зеленых лягушек изучали на стационарных маршрутах вдоль берега водоемов (Гаранин, Попов, 1977). В общей сложности было пройдено 186 км. Частота учетов колебалась в зависимости от сезона и участка – от одного до трех раз в месяц.

3.2. Методика лабораторных исследований. В лабораторных условиях отмечались морфологические аномалии развития у бесхвостых амфибий. Типовая принадлежность аномалий описывалась на основе классификации, предложенной для тератогенных явлений человека и животных (Руцкий, Швед, 1991; Максимов и др., 2001; Lada, 1999). В качестве показателя встречаемости морфологических аномалий у взрослых животных мы рассчитывали долю особей с аномалиями в процентах от общего числа обследованных амфибий, одного вида из каждой зоны города в тех местообитаниях, где были отловлены особи с аномалиями.

В качестве объекта исследования специфики структуры популяций, мы выбрали зеленых лягушек комплекса *Rana esculenta*. Обработка в лабораторных условиях велась в следующих направлениях:

1. Оценка фенетического состава популяций.
2. Определение возрастного и полового состава популяций.
3. Оценка стабильности развития популяций по показателю флуктуирующей асимметрии.

Описание фенетического состава популяций проводили на основе классификаций предложенных В. Г. Ищенко (1978); Л. Я. Боркиным и Н. Д. Тихенко (1979). Для анализа были использованы частоты морф в %. Мы обнаружили следующие морфы окраски спины:

Striata (S). Полосатость – наличие светлой дорсомедиальной полосы,
 Maculata (m). Пятнистость – наличие крупных (от 2-3 мм диаметром) пятен,
 Punctata (p). Крапчатость – на верхней части присутствуют мелкие точки,
 Burnsi (B). Чистая – полное отсутствие пятнистости и крапчатости на верхней части туловища.

Половая принадлежность половозрелых лягушек определялась по внешним характеристикам без фиксации животных. В качестве показателей использовались наличие (у самцов), или отсутствие брачных мозолей в брачный период и резонаторов по бокам головы (Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 1999).

Исследование возрастной структуры мы проводили с использованием скелетохронологического метода (Смирин, 1989). В основе метода лежит подсчет числа слоев (линий склеивания) на поперечных срезах, формирующихся в костях лягушек в период зимней спячки. Число резорбированных линий склеивания мы устанавливали путем сопоставления площадей, ограниченных видимыми линиями склеивания с общей площадью сечения соответствующих фаланг сеголеток и годовиков (Смирин, Макаров, 1987).

Оценку стабильности развития зеленых лягушек мы проводили при помощи показателя флуктуирующей асимметрии. Нами была выбрана стандартная методика (Чубинишвили, 1997; 1998 а; б; 2001). В качестве показателя асимметрии была использована средняя частота асимметричного проявления на признак, которая рассчитывалась как среднее число асимметричных признаков на особь, деленное на число проанализированных признаков.

Статистическая обработка полученных данных проводилась при помощи пакета MS Excel 2000 по общепринятым алгоритмам (Ивантер, Коросов, 1992).

Глава 4. ЗОНИРОВАНИЕ ГОРОДСКОЙ ТЕРРИТОРИИ

4.1. Общее зонирование территории города. Важным моментом в исследованиях биотического компонента урбанизированных территорий является зональное разделение города. Основными критериями подобного разделения являются или длительность антропогенного воздействия, или его сила (Дроздов, 1969).

В практике используются следующие подходы. Во-первых, подход, основанный на историческом развитии города (Карасева и др., 1999). Во-вторых, подход основанный на неоднородности загрязнения территории города (Байбаков, Ситников, 1996). В-третьих, подход основанный на типе использования того или иного участка человеком (Клауснитцер, 1990). Мы выбрали типизацию городской территории на основе характера использования того или иного участка человеком (Казань, 2001). Такой подход не заменяет факторного анализа, но его использование справедливо в случаях, когда нет уверенности в том, что учтены все факторы среды (Зукопп и др., 1981).

Единицей разделения мы выбрали зону. Под понятием «зона» в данном случае подразумевается территория в городе, которая отличается от других ос-

новным характером антропогенного воздействия. Таким образом, на территории г. Казани мы выделили следующие зоны:

I зона – территории, примыкающие к промышленным предприятиям. Основной характер антропогенного воздействия – загрязнение окружающей среды.

II зона – многоэтажная застройка и исторический центр города. Антропогенный пресс здесь связан в первую очередь с коренным преобразованием природного ландшафта, что приводит к значительной изоляции популяций, обусловленной развитой сетью автомобильных дорог.

III зона – малоэтажная застройка, а также примыкающие к ней пустыри и парки, расположенные внутри города. Характер антропогенного воздействия выражается в незначительном преобразовании естественных ландшафтов и не-большом загрязнении среды.

IV зона – зеленая зона города. Сюда относятся городские и пригородные лесопарки и леса, а также остепненные участки. Основной характер антропогенного воздействия – рекреационная нагрузка.

В качестве контроля были выбраны водоем около пос. Садовый на территории Раифского участка ВКГПЗ (Зеленодольский район РТ) и водоем в лесу «Светительская гора» (Высокогорский район РТ).

4.2. Описание модельных участков. Дается краткое описание участков на территории г. Казани и контрольных местообитаний, за его пределами, где были собраны основные выборки зеленых лягушек.

Глава 5. ФАУНА АМФИБИЙ НА ИЗУЧАЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ

5.1. Пространственно-временная неоднородность фауны амфибий г. Казани и прилегающих окрестностей. В пределах административных границ города нами зарегистрировано обитание 11 видов амфибий.

Мы провели анализ динамики видового состава земноводных до и после 2000 гг. За анализируемый период произошло значительное качественное изменение видового состава. В условиях города постепенно сокращают свое распространение некоторые виды. Во-первых, это виды, лимитирующим фактором для распространения которых является преобразование ландшафта (серая жаба, краснобрюхая жерлянка и травяная лягушка), но устойчивые к загрязнению сре-

ды. А во-вторых, это виды чувствительные к загрязнению среды (гребенчатый тритон).

Широко распространились виды, для которых условия города являются приемлемыми. Это либо виды, приуроченные к открытым местообитаниям (обыкновенная чесночница, зеленая жаба), либо виды, связанные с водоемами (зеленые лягушки) либо виды, способные в силу своей широкой экологической пластичности заселять урбанизированные ландшафты (остромордая лягушка).

Мы условно разделили все отмеченные на изучаемой территории виды на две группы: 1) редкие и исчезающие (гребенчатый и обыкновенный тритоны, краснобрюхая жерлянка, серая жаба и травяная лягушка); 2) обычные и многочисленные (обыкновенная чесночница, зеленая жаба, прудовая, озерная и остромордая лягушки). Статус съедобной лягушки мы не приводим в связи с отсутствием в настоящий момент достаточного количества достоверно определенного материала.

На основании данных о современном распространения земноводных на территории города мы выделили три основных фаунистических комплекса, различающихся между собой видовым составом. Их распределение не совпадает с выделенными нами зонами.

Первый распространен в историческом центре города. Видовой состав наиболее беден (озерная лягушка, зеленая жаба и иногда обыкновенная чесночница).

Второй комплекс обитает в условиях значительного антропогенного пресса. Сюда относятся застроенная часть города, пустыри и городские парки. Видовой состав, как правило, кроме перечисленных выше видов, представлен обыкновенным тритоном, чесночницей, остромордой лягушкой, зелеными лягушками. В отдельных участках города отмечаются серая жаба, травяная лягушка и краснобрюхая жерлянка.

Третий комплекс обитает на периферии города и примыкающих к нему территориях. Видовой состав представлен всеми видами амфибий.

Мероприятия по сохранению видового разнообразия амфибий на территории г. Казани, на наш взгляд, должны включать в себя следующие моменты: ограничение застройки участков на первой надпойменной террасе рр. Волги и Казанки, прекращение вырубки городских зеленых насаждений, введение адми-

нистративной ответственности за изъятие амфибий и уничтожения пригодных для их жизни участков.

Важным аспектом охраны видового разнообразия является усиление просветительско-пропагандистской деятельности среди населения и, в первую очередь, подрастающего поколения. Работа в этом направлении ведется, например, в рамках долгосрочного экологического проекта «Зилант» проводимого совместно Городским детским эколого-биологическим Центром и ИнЭПС АН РТ с 2000 года (Галеева и др., 2000; Galeeva, Zamaletdinov, 2000).

5.2. Сезонная активность земноводных в условиях г. Казани. Одной из характерных черт городских популяций животных является специфика реакции на изменение сезонных явлений в природе, обусловленных хозяйственной деятельностью человека. Среди абиотических факторов среды для земноводных наиболее значимыми являются климатические. Территория г. Казани характеризуется более высокими температурами, меньшими показателями влажности воздуха, меньшей продолжительностью холодного периода года (Переведенцев и др., 2000).

Ряд авторов отмечают сокращение периода зимовки земноводных на урбанизированных территориях, изменение сроков размножения и появления молоди (Лебединский, 1984 а; Ушаков, Лебединский, 1984) по сравнению с датами, характерными для естественных местообитаний в данном регионе.

Сравнение особенностей фенологии амфибий мы проводили на примере остромордой и прудовой лягушек. Для сравнения мы использовали данные, опубликованные В. И. Гараниным (1983 б) по Раифскому участку ВКГПЗ.

Нами установлено, что по сравнению с Раифским участком ВКГПЗ, в различных частях г. Казани у земноводных период активности длиннее. Первые встречи лягушек в городе отмечены почти на декаду раньше, чем за его пределами. Период активности для остромордой лягушки в городе завершается примерно в то же время, что и за городом. Общая продолжительность этого периода здесь длиннее почти на декаду. Прудовые лягушки в городе примерно на декаду позже уходят на зимовку; общая продолжительность активного периода больше, чем за городом.

5.3. Распространение и частота встречаемости морфологических аномалий в городских популяциях бесхвостых амфибий. Тератологические явления издавна привлекают к себе внимание исследователей. В последнее время

интерес к этой проблеме проявляется в плане индикации состояния окружающей среды.

В данной работе аномалии рассматривались только у взрослых особей. Это связано с тем, что преимущественно отлавливались взрослые особи и данных по сеголеткам недостаточно для анализа.

За весь период исследований на изучаемой территории нами обнаружены следующие типы морфологических аномалий у бесхвостых земноводных (по Руцкому, Шведу, 1991; Максимову и др., 2001; Lada, 1999):

Полидактилия (увеличение числа пальцев на кистях и/или стопах). Самая массовая аномалия в нашем материале. Все случаи полидактилии в нашем материале симметричны и отмечены только на задних конечностях. Мы выявили удвоение фаланги первого пальца (тип 1); дополнительный палец между первым и вторым пальцами (тип 2); сочетание первого и второго вариантов (тип 3).

Полимелия (увеличение числа конечностей). Эта аномалия отмечена нами за все время однажды у остромордой озерной лягушки.

Эктродактилия (сокращение числа пальцев на стопе). Как и предыдущая аномалия редка и за все время нами отмечена трижды: у зеленой жабы и у остромордой лягушки.

Кампомелия (искривление бедренной кости). Эта аномалия отмечена нами однажды у прудовой лягушки.

Циклопия (асимметричное неразвитие одного глаза). Нами эта аномалия отмечена однажды у остромордой лягушки. Она возникает при ненормальном развитии прехордальной части первичной кишки, из-за чего теряется симметрия в образовании глазных зачатков.

По частоте встречаемости наиболее распространенными являются аномалии конечностей. Установлено, что в лабораторных условиях аномалии конечностей отмечаются только в единичных случаях (не более 1-1.5 %), обычно в потомстве от пар, давших большое число успешно оплодотворенных яиц (Kovalenko E., Kovalenko Yu., 1996), в то время как аномалии осевого скелета по тем же данным проявляются регулярно. Исходя из того, что аномалии конечностей в нашем материале наиболее массовые, мы предполагаем, что жизнеспособность особей с такими аномалиями в природе выше, чем с другими. Среди аномалий конечностей наиболее обычной, по нашим данным, является полидактилия.

По нашим данным, наибольшее число типов аномалий отмечено в зеленой зоне города (все типы кроме, циклопии). Промышленная зона и зона многоэтажной застройки характеризуются снижением разнообразия до одного типа (полидактилия задних конечностей первого типа). Причиной этого факта видимо является более жесткое действие отбора, в результате чего особи с другими типами аномалий элиминируются на ранних стадиях развития.

Для проверки этого мы использовали обобщенные данные по зеленым лягушкам, поскольку только по этой группе в нашем распоряжении имеются репрезентативные выборки из всех зон города. В качестве критерия типового разнообразия аномалий использовался показатель внутривидового разнообразия μ Л. А. Животовского (1982). Полученные данные представлены в таблице 1.

Таблица 1.

Показатель внутривидового разнообразия морфологических аномалий и частота встречаемости полидактилии в городских популяциях зеленых лягушек

	зоны			
	I	II	III	IV
$\mu \pm S \mu$	0.08 ± 0.021	0.067 ± 0.024	0.252 ± 0.025	0.182 ± 0.015
Число типов аномалий	1	1	2	7
Средняя частота встречаемости полидактилии (%)	8	6.7	6.5	0.9

Согласно этим данным, наименьшая внутривидовая изменчивость морфологических аномалий минимальна в первой и второй зонах, что соответствует нашему предположению о большем давлении отбора на таких участках.

Изменение частоты встречаемости наиболее распространенной аномалии (полидактилии) носит обратный характер, то есть имеет место тенденция увеличения доли встречаемости этой аномалии от зеленой зоны города к промышленной зоне.

Глава 6. ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ АМФИБИЙ НА ПРИМЕРЕ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК ГРУППЫ *RANA ESCULENTA*

Основным условием существования биологического вида является способность к адекватному ответу на изменение условий существования. Известно, что

у животных и растений имеется универсальная полигенная система, поддерживаемая стабилизирующим отбором и лежащая в основе высокодостоверных корреляций между полилокусной аллозимной гетерозиготностью, скоростью полового созревания и продолжительностью жизни (Алтухов, 1998; 1999). На основе прямого и косвенного анализа этих показателей можно судить о возможных путях дальнейшего развития популяции в условиях усиленного антропогенного воздействия.

В качестве основного объекта мы выбрали комплекс европейских зеленых лягушек *Rana esculenta*. Подобный выбор обусловлен тем, что эта группа в нашем материале в наибольшей степени соответствует требованиям, предъявляемым к объектам, используемым в биоиндикации (Безель и др., 1993). В промышленной зоне мы проводили исследования на озерной лягушке, а во всех остальных на прудовой.

6.1. Специфика сезонной динамики численности. Численность является интегральной характеристикой популяции. Она определяется комплексом факторов среды и состоянием самой популяции. В антропогенных биотопах численность земноводных в целом ниже, чем в естественных, хотя эта закономерность не носит линейный характер (Шахтарин, 1998).

Нами установлено, что в городских популяциях зеленых лягушек, обитающих в разных зонах города, имеет место различный характер сезонной динамики численности. Изменения характера сезонной динамики численности представлены от однородного без выраженных пиков в промышленной зоне, к многовершинному в зонах городских застроек, и одно- двухвершинному в зеленой зоне города и в контроле.

6.2. Особенности фенетической структуры популяций. Специфичность структуры популяций определяется многими факторами среды, но ее изменение возможно только на основе имеющейся наследственной информации. Мы придерживаемся мнения, что антропогенное воздействие обычно не является новым для биоты. У каждого вида, обитающего в условиях антропогенной трансформации среды обитания, существуют преадаптации (Кулагин, 1971). Благодаря этим преадаптациям популяции не выпадают из антропогенного ландшафта.

Внутрипопуляционный полиморфизм, обусловленный генетической гетерогенностью природных популяций, определяет ее адаптивные возможности и может служить основой для последующих микроэволюционных преобразова-

ний, являясь «мобилизационным резервом внутренней изменчивости» (Гершензон, 1941).

Материалом для анализа фенетической структуры популяций зеленых лягушек послужили выборки, собранные в 2000-2001 гг. В качестве показателя мы использовали частоту встречаемости морф в выборке. Данные по доле каждой из исследованных морф в различных зонах города представлены на рис. 1.

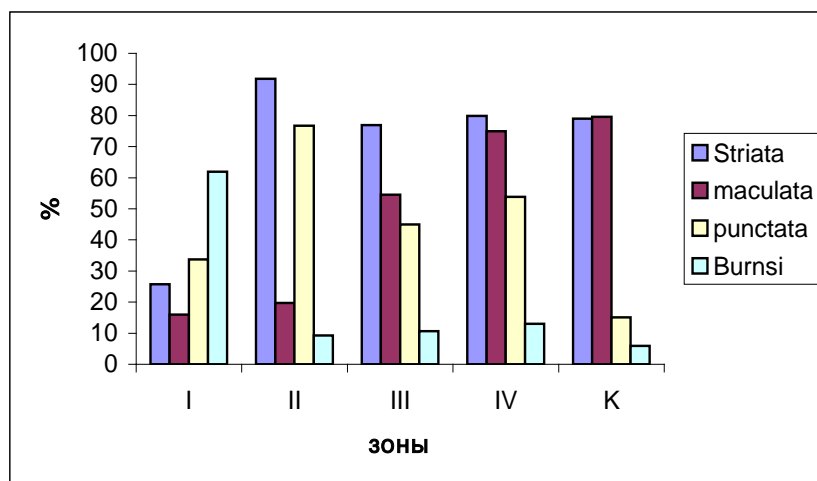


Рис. 1. Средняя частота встречаемости различных морф у взрослых зеленых лягушек на территории г. Казани

Согласно данным большинства работ, проводимых на территориях, подвергшимся сильному антропогенному воздействию, наиболее удобным генетическим маркером является морфа *striata*. Считается, что по мере увеличения антропогенного пресса доля этой морфы увеличивается. Наши данные свидетельствуют о том, что частота встречаемости полосатых особей максимальна в зоне многоэтажной застройки (свыше 90%). Очевидно, что наибольшее селективное преимущество особи с морфой *striata* получают в условиях коренного преобразования среды обитания, наиболее характерного для урбанизированных территорий.

Наиболее показательными в наших исследованиях оказались данные по морфе *maculata* (наличие четко выраженной пятнистости на спине): доля этой морфы возрастает от первой к четвертой зоне и к контролю.

В целом, наши данные наиболее сходные с данными, приводимыми для Нижнего Новгорода (Лебединский, 1984 а) по бурым лягушкам. Подобный факт по нашему мнению обусловлен географической близостью гг. Казань и Нижний Новгород. Это отмечается для ряда видов, изменчивость фенотипических признаков которых

образуют гомологичные ряды изменчивости (Вавилов, 1987). Работы, проводившиеся в Поволжье на примере земноводных, подтверждают данный тезис (Сторожилова, 2002).

6.3. Половая структура популяций. В репродуктивной части популяций земноводных, обитающих в антропогенном ландшафте, соотношении полов часто происходит смещение от пропорции 1:1. Некоторые исследователи считают, что смещение от данного соотношения является результатом антропогенного воздействия (Ковылина, 1999).

Нами проанализированы 682 половозрелые особи зеленых лягушек, собранных в 2000-2001 годах на модельных участках. Результаты представлены в таблице 2.

Таблица 2.

Соотношение полов в репродуктивной части популяций зеленых лягушек в г. Казани

год	соотношение	I	II	III	IV	K
2000	♂: ♀	1:0.81	1:1.4	1:1.35	1:1.23	1:1.12
2001	♂: ♀	1:0.82	1:1.44	1:1.33	1:1.2	1:1.1

Во всех выборках отмечается отклонение от соотношения 1:1, которое в большинстве случаев смещено в пользу самок.

Смещение полового состава в пользу самок может быть объяснено большей жизнеспособностью самок. В. Л. Вершинин (1997) объясняет это еще тем, что количественное преобладание самок в популяциях, обитающих в экстремальных условиях, служит увеличению репродуктивного потенциала.

Исключение из общей тенденции составляют популяции из первой зоны, где отмечено преобладание самцов. Наиболее вероятной причиной такого смещения является повышенная смертность самок в период до полового созревания. Это обусловлено, по-видимому, нарушениями в репродуктивной системе самок (Пескова, 2001 а; 2002).

Мы склонны принять эту гипотезу при объяснении нашего материала. Для проверки этого положения мы провели регрессионный анализ динамики выживаемости разных полов после наступления половозрелости (с момента, когда можно определить пол по внешним признакам). Результаты представлены в таблице 3.

Таблица 3.

Коэффициент регрессии между возрастом и полом

пол		I	II	III	IV	K
♂	R	0.87	0.96	0.99	0.92	0.89
	t	4.04	2.25	4.24	1.25	1.05
♀	R	0.83	0.96	0.99	0.92	0.89
	t	3.20	2.25	4.24	1.25	0.93

Примечание к таблице 3.: жирным шрифтом выделены статистически значимые показатели коэффициента регрессии ($p > 0.05$)

В популяциях, обитающих в первой зоне, доля самцов в генерации с возрастом уменьшается, а самок увеличивается. Коэффициент регрессии достоверный. Этот факт можно считать подтверждением гипотезы, высказанной Т. Ю. Песковой (2001 а; 2002).

Динамика выживаемости полов с возрастом на участках, подверженных менее интенсивному антропогенному воздействию, в меньшей степени отклоняется от пропорции 1:1 по сравнению с промышленной зоной и застроенной частью города. Это может быть объяснено различием в репродуктивной стратегии популяций в разных зонах.

6.4. Возрастная структура популяций. Известно, что соотношение различных возрастных групп определяет дальнейшую судьбу популяции при данных условиях обитания.

Для определения возраста мы использовали скелетохронологический метод (Смирин, 1989). Метод основан на подсчете линий (линий склеивания), образующихся в результате замедления роста костей в период зимней спячки. В качестве регистрирующей структуры были взяты фаланги пальцев, собранные при мечении животных.

Для всех исследованных популяций выявлено, что к моменту наступления половозрелости полностью или частично резорбируются первые две линии склеивания. Иначе говоря, лягушки из исследованных популяций достигают половозрелости на третьем году жизни. Число резорбированных линий склеивания нам не удалось установить только для популяции из Раифского участка ВКГПЗ в связи с отсутствием в выборке сеголетков и годовиков. В этом случае возраст особей вычислялся по формуле $\text{возраст} = \text{число видимых линий склеивания}$.

вания +2. Подобный подход использовался исследователями и ранее (Боркин, Тихенко, 1979; Borkin et al., 1979).

Возрастная структура популяций в условиях города претерпевает существенные изменения по сравнению с естественными местообитаниями. Максимальная продолжительность жизни в городских популяциях несколько ниже (6 лет), чем в зеленой зоне и в контроле (7 лет). Соотношение различных групп в популяциях, обитающих в разных зонах города; нами отмечена тенденция к увеличению доли средневозрастных (3-4 года) особей от первой зоны к четвертой.

6.5. Специфика стабильности развития городских популяций. Интегральным параметром, отражающим эффективность реализации наследственной информации в популяциях, является стабильность развития. В качестве показателя стабильности развития принято использовать феномен флуктуирующей асимметрии (Van Valen, 1962; цит. по Захарову, 1987) – ненаправленное отклонение от строгой билатеральной симметрии количественных и/или метрических признаков. Считается, что при нарушении параметров онтогенетической стабильности уровень флуктуирующей асимметрии возрастает (Parson, 1990).

Наши данные свидетельствуют о наличии тенденции возрастания показателя частоты асимметричного проявления на признак от контроля к первой зоне (рис. 2). Достоверные различия нами не обнаружены только между показателями популяций, обитающих во второй и третьей зоне. Показатели контрольных популяций по своему значению к четвертой зоне.

Показатель флуктуирующей асимметрии используется в качестве критерия стабильности развития, так как характеризует с одной стороны, способность организма реализовывать программу развития (канализированность развития), а с другой, способность к адаптации в конкретных условиях (пластичность развития). Для более объективной оценки необходимо учитывать наличие стабилизирующего отбора во времени, действие которого направлено на выщепление из популяции наименее приспособленных особей (в данном случае – обладающих наименьшей стабильностью развития).

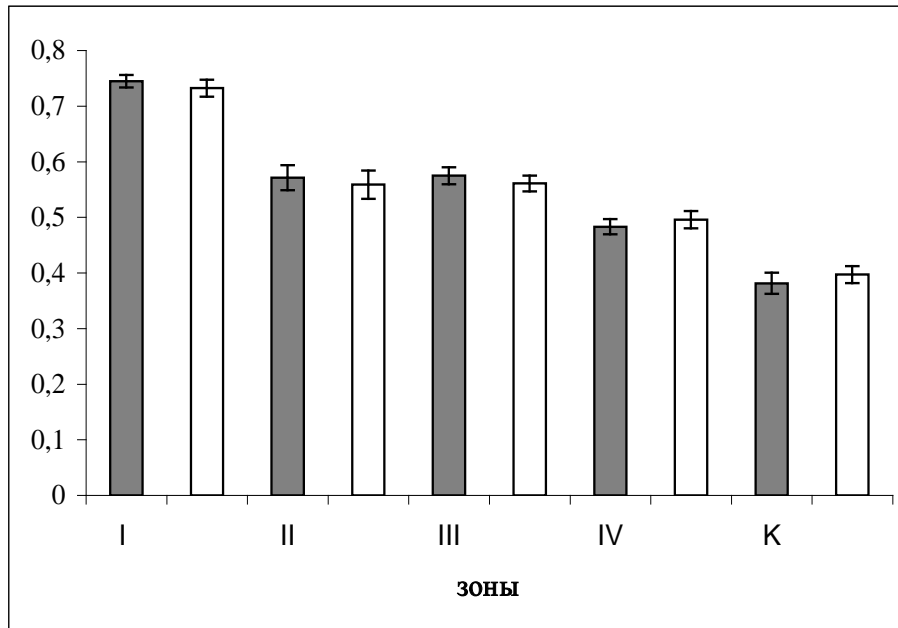


Рис. 2. Уровень частоты асимметричного проявления на признак в городских популяциях зеленых лягушек. Серым цветом показаны данные 2000 года, белым в 2001

Исходя из вышесказанного, логично предположить, что в пределах одной популяции уровень флуктуирующей асимметрии может отличаться в разных возрастных группах. Поскольку действию отбора в большей степени подвержены молодые особи, можно предположить, что наибольший показатель в конкретной популяции согласно данной гипотезе должен быть у сеголеток, а наименьший у особей старших возрастов.

С целью проверки этого предположения мы провели корреляционный анализ. Результаты представлены в таблице 4. В целом связь между этими характеристиками незначительна. Исключение составляют только популяции, обитающая во второй зоне (связь положительная). То есть здесь имеет место тенденция роста уровня флуктуирующей асимметрии с возрастом.

Таблица 4.

Корреляция между возрастным составом популяции и уровнем флуктуирующей асимметрии

	I	II	III	IV	K
r	-0.22	0.43	-0.11	0.00	0.08
t	1.44	2.26	0.60	0.02	0.68

Примечание к таблице 4.: жирным шрифтом выделены достоверные показатели коэффициента корреляции ($p > 0.05$)

Известно, что показатель флуктуирующей асимметрии обратно пропорционален показателю гетерозиготности организма (Алтухов, 1983; Livshits, Kobyl'iansky, 1985), а последний в свою очередь положительно коррелирует с продолжительностью жизни (Алтухов, 1998; 1999). Вероятно, для популяции из второй зоны характерно проявление закономерности большей продолжительности жизни менее гетерозиготных особей. Однако данное предположение мы вправе высказывать только в виде гипотезы, поскольку не имеем данных о гетерозиготности исследуемых популяций.

* * *

Специфика среды обитания накладывает отпечаток на биотический компонент городских экосистем. В результате антропогенной трансформации среды обитания происходит преобразование видового состава и структуры популяций земноводных. По мере развития города изменяется распределение видов по территории. В городе снижают свое распространение виды, особо чувствительные к трансформации среды обитания. Толерантные виды способны успешно существовать в условиях урбанизации и сохранять высокую численность. Для поддержания видового разнообразия земноводных, в первую очередь, необходимо по возможности сохранить участки наиболее близкие по характеру к естественным местообитаниям.

Специфика условий обитания обуславливает своеобразную реакцию популяций земноводных: в городских условиях отмечен более ранний выход земноводных из зимней спячки и более поздний уход на зимовку по сравнению с естественными местообитаниями.

В городских популяциях земноводных имеют место негативные тенденции, которые свидетельствуют об ограничении возможности адаптационных процессов к усиливающемуся антропогенному воздействию. Проявлением таких тенденций могут являться морфологические аномалии, встречаемость которых в городских популяциях выше, чем в зеленой зоне города.

Наиболее важным моментом для дальнейшего прогноза существования земноводных в условиях урбанизации среды обитания является исследование специфики структуры популяций. На примере зеленых лягушек вскрыты особенности сезонной динамики численности, фенетической, половозрастной структуры и стабильности развития популяций.

Полученные данные позволяют констатировать наличие специфичной реакции на видовом и популяционном уровнях у земноводных, в условиях разнохарактерного антропогенного воздействия. Способность амфибий обитать в специфических условиях городской среды свидетельствует о наличии преадаптаций к экстремальным условиям существования. Оценка диапазона экологической «прочности» видового комплекса земноводных может быть положена в основу системы биологической индикации состояния среды.

ВЫВОДЫ

1. На территории г. Казани в настоящее время обитает 11 видов земноводных. Обычными видами являются обыкновенная чесночница, зеленая жаба, остромордая и зеленые лягушки, а наиболее уязвимыми – обыкновенный и гребенчатый тритоны, серая жаба, краснобрюхая жерлянка и травяная лягушка.
2. На примере остромордой и прудовой лягушек показано увеличение продолжительности периода активности в условиях города по сравнению с естественными местообитаниями.
3. Для большинства видов бесхвостых земноводных, обитающих на территории города, характерно наличие морфологических аномалий. Типовое разнообразие аномалий и частота встречаемости самой распространенной из них – полидактилии, находятся в обратной зависимости при разном характере антропогенного воздействия.
4. Сезонная динамика численности зеленых лягушек определяется характером и силой антропогенного воздействия. Наблюдается тенденция ее изменения от однородного без выраженных пиков в промышленной зоне, к многовершинному застроенной части города, и одно- двухвершинному в зеленой зоне и в контроле.
5. Фенетическая структура популяций изменяется при различном характере антропогенного воздействия. Частота морфы *striata* максимальна в условиях многоэтажной застройки. Нами отмечена тенденция уменьшения частоты морфы *maculata* по мере роста антропогенной нагрузки.
6. На водоемах, расположенных в застроенной части города по сравнению с естественными местообитаниями, меняется половая структура популяций зеленых лягушек. Соотношение полов смещено в сторону самок, что обу-

словлено меньшей жизнеспособностью самцов. В условиях промышленного загрязнения в популяциях преобладают самцы. Динамика выживаемости полов с возрастом на участках, подверженных менее интенсивному антропогенному воздействию, в меньшей степени отклоняется от пропорции 1:1 по сравнению с популяциями, обитающими в промышленной зоне и застроенной части города.

7. Максимальная продолжительность жизни в городских популяциях зеленых лягушек не превышает 6 лет. В зеленой зоне и в контроле продолжительность жизни достигает 7 лет. Нами отмечена тенденция к увеличению доли средневозрастных (3-4 года) лягушек в градиенте от промышленной зоны к контролю.
8. При разнохарактерном антропогенном воздействии показатель частоты асимметричного проявления на признак увеличивается от контроля к промышленной зоне.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Гаранин В. И. О фауне города Казани и ее сохранении/ В. И. Гаранин, Р. И. Замалетдинов // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. –Казань, 1997. –С. 76.
2. Замалетдинов Р. И. К современному состоянию герпетофауны г. Казани // Вторая конференция герпетологов Поволжья. –Тольятти, 1999. –С. 24-25.
3. Галеева Д. Н. Долгосрочный экологический проект «Зилант» как системный подход в эколого-биологическом образовании/ Д. Н. Галеева, М. А. Васильева, Р. И. Замалетдинов // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. –Казань: «Новое знание», 2000. –С. 280.
4. Замалетдинов Р. И. К изучению герпетофауны г. Казани // Современная герпетология. –Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2000. –Вып. 1. –С. 14-20.
5. Замалетдинов Р. И. О некоторых особенностях популяционных группировок зеленых лягушек системы озер Глубоких // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. –Тольятти, 2000. –Вып. 4. –С. 10-12.
6. Galeeva D. N. The realization of a long-term ecological project «Zilant» as the system approach in ecological and biological education in Kazan/ D. N. Galeeva, R. I. Zamaletdinov // Ecological and Hydrometeorological problems of the large cites and industrial zones. –Saint-Petersburg, 2000. –P. 194-195.

7. Zamaletdinov R. I. About spreading of some morphological anomalies in city population of anura // Ecological and Hydrometeorological problems of the large cities and industrial zones. –Saint-Petersburg, 2000. –P. 19-20.
8. Замалетдинов Р. И. Земноводные и пресмыкающиеся // Природные очаги зооантропонозов трансформированных ландшафтов Республики Татарстан во второй половине XX века. –Казань: ЗАО «Новое знание», 2001. –С. 35-36.
9. Замалетдинов Р. И. Использование показателя флуктуирующей асимметрии для оценки состояния популяций зеленых лягушек урбанизированных территорий // Вопросы герпетологии. –Пушино-Москва, 2001. –С. 105-106.
10. Замалетдинов Р. И. Особенности сезонной динамики численности популяций зеленых лягушек на примере лесопарка «Лебяжье» (г. Казань) // Онтогенез и популяция. –Йошкар-Ола, 2001. –С. 97-98.
11. Замалетдинов Р. И. Зилант. Методическое пособие по изучению земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан/ Р. И. Замалетдинов, Д. Н. Галеева, А. В. Павлов. –Казань, 2001. –24 с.
12. Павлов А. В. Возможности охраны амфибий и рептилий в Предволжье и Западном Предкамье Республики Татарстан/ А. В. Павлов, Р. И. Замалетдинов, М. В. Солодников. // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. –Тольятти, 2001. –Вып. 5. –С. 74-79.
13. Галеева Д. Н. Материалы к кадастру земноводных и пресмыкающихся Республики Татарстан/ Д. Н. Галеева, В. И. Гаранин, Р. И. Замалетдинов, А. В. Павлов// Материалы к кадастру амфибий и рептилий бассейна Средней Волги. –Н. Новгород: Международный Социально-экологический союз, Экоцентр «Дронт», 2002. –С. 186-221.
14. Замалетдинов Р. И. Особенности размещения амфибий и рептилий в городе Казани // Биоразнообразие и биоресурсы Среднего Поволжья и сопредельных территорий. –Казань, 2002. –С 144-145.
15. Замалетдинов Р. И. Фенотипическая структура популяций зеленых лягушек на урбанизированных территориях // Поволжский экологический журнал. 2002. № 2. –С. 163-165.
16. Замалетдинов Р. И. К методике определения возраста бесхвостых земноводных (ANURA)/ Р. И. Замалетдинов, И. В. Аськеев, В. И. Белявский // Материалы Всероссийской научно-производственной конференции по акту-

альным проблемам ветеренарии и зоотехнии. –Казань, 2002. –Ч.2. –С. 211-212.

17. Замалетдинов Р. И., Хайрутдинов И. З. Полиморфизм зеленых лягушек на урбанизированных территориях // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. –Нижний Тагил, 2002. –С. 68-69.
18. Павлов А. В. Животный мир Республики Татарстан. Амфибии и рептилии. Методы их изучения/ А. В. Павлов, Р. И. Замалетдинов. –Казань, 2002. –92 с.
19. Боркин Л. Я, Гибридогенный комплекс *Rana esculenta*: существует ли «Волжский парадокс»/ Л. Я. Боркин, С. Н. Литвинчук, Ю. М. Розанов, Г. А. Лада, А. Б. Ручин, А. И. Файзулин, Р. И. Замалетдинов // Третья конференция герпетологов Поволжья. –Тольятти, 2003. –С. 7-12.
20. Замалетдинов Р. И. Перспективы сохранения земноводных и пресмыкающихся на территории г. Казани // Третья конференция герпетологов Поволжья. –Тольятти, 2003. –С. 22-24.